Beitrag zur Wurzelanatomie der Hyacinthaceae

M. SOBOTIK & F. SPETA

Abstract:

Anatomical investigations on shoot roots of 17 different species of *Hyacinthaceae* were carried out. The comparison of rhizodermis, exodermis, cortex, endodermis and stele revealed both similarities and differences. The main similar feature of these species was the absence of the thickenings of parenchyma cells of the cortex as well as of the stele. Some of the species showed extreme enlargements - cortexcells of 200 μm. Differences were also found in the development of the endodermis. Most of the investigated species showed an endodermis with cells remaining in the primary state with clearly visible Caspary strips. In one case a thickening allaround was found and in an other case an u-formed thickening was present. Further differences involved features of various arrangements of the xylem in the stele. Finally, differences in the presence or absence of endomycorrhiza, Ca-oxalat cristals and mucus cells were found.

Einleitung

Die Familie der *Hyacinthaceae* wurde bereits 1786: 48 vom Jenenser Botaniker BATSCH beschrieben, trotzdem hat es fast 200 Jahre gedauert, bis sie nun allgemein anerkannt wurde (DAHLGREN & CLIFFORD 1982, DAHLGREN et al. 1985: 188). Lange Zeit wurden sie zusammen mit den Zwiebelpflanzen der *Liliaceae* s.str. als Zentrum einer sehr weitgefaßten Familie *Liliaceae* gesehen. ENGLER (1888: 63) hat sie nur als Tribus *Scilleae* anerkennen wollen. Seine „Natürlichen Pflanzenfamilien" waren weitverbreitet und geachtet. In Österreich regte sich Widerstand gegen eine derart unnatürliche Großfamilie *Liliaceae*. Karl FRITSCH in Graz setzte sich zum Ziel, sie zu analysieren. Die damals modernste Methode, die Anatomie, sollte das Problem lösen. FRITSCH heuerte einige Dissertanten an, die die einzelnen Verwandtschaftsgruppen zu bearbeiten hatten. Die *Scilleae* und *Tulipeae* bekam FUCHSIG anvertraut, der in seiner Publikation 1911 anhand der anatomischen Merkmale eine klare Trennung dieser beiden Triben beweisen konnte. FUCHSIG hatte selbstverständlich auch die Anatomie der Wurzeln berücksichtigt. Weil auch die Wiener Embryologen Karl SCHNARF und seine Schülerinnen vehement für eine Trennung und Höherbewertung der beiden Triben aufgrund embryologischer Merkmale eintraten, hat KRAUSE (1930: 338) in der 2. Auflage der „Natürlichen Pflanzenfamilien" beide Triben zu Subfamilien aufgewertet. Die Wurzelanatomie hat also ein kleines Scherflein zur Selbständigwerdung der *Hyacinthaceae* beigetragen. Es ist nun höchst an der Zeit, weitere Untersuchungen anzustellen, um die Gegebenheiten in der neuen Familie besser kennenzulernen. Eine Zusammenstellung des bis heute erarbeiteten Wissens über die Hyacinthaceen-Wurzeln soll anregen, ein Gesamtbild der Wurzeln einzelner Arten anzustreben.

Material und Methode

Die für die Wurzeluntersuchungen verwendeten Wurzeln stammen, wenn nicht anders angegeben, von in Linz-Dornach im Feldbeet in Töpfen kultivierten Pflanzen. Größtenteils wurden die basisnahen Stücke von den dicken und mitteldicken Sproßwurzeln untersucht, da in ihnen die Merkmalsausbildung deutlicher ist. Fixiert wurden die Wurzeln zum Teil in einem Gemisch aus Glycerin und Alkohol im Verhältnis von 1:1 und zum Teil in Glutaraldehyd, Paraformaldehyd und Phosphatpuffer im Verhältnis 1:2:5. Zum Teil wurden Handschnitte von in Glycerin und Alkohol fixiertem Material hergestellt. Für den Großteil der Schnitte wurden die Wurzeln entweder in Paraplast oder HistoResin eingebettet. Die Paraplast-Schnitte wurden mit dem Grundschlittenmikrotom von

Leitz hergestellt und mit Safranin-Astrablau gefärbt. Die Schnitte der HistoResin Einbettung erfolgten mit dem Ultramikrotom OMU3 von Reichert und die Färbung mit Toluidinblau. Fotografiert wurden die Schnitte mit dem Zeiss Photomikroskop zumeist unter Verwendung des Interferenzkontrastes. Als Vergleichsbasis zu anderen monocotylen Familien diente der Wurzelatlas mitteleuropäischer Grünlandpflanzen, Bd. 1 (KUTSCHERA & LICHTENEGGER 1982).

Ergebnisse

Für die ersten vergleichenden Untersuchungen wurden die Größe der Rhizodermis, der Exodermis, des Rindenparenchyms und der Endodermis in ihrer radialen und tangentialen Verbreiterung herangezogen. Weiters wurden die Schichten des Rindenparenchyms gezählt, die Endodermis auf ihre Art der Verdickung und die Anordnung der Xylem-Elemente im Zentralzylinder erfaßt. Mit der Bestimmung der Breite des Außengewebes, das aus Rhizodermis, Exodermis, Rindenparenchym und Endodermis besteht und der Breite des Zentralzylinders konnte das Verhältnis von Außengewebe zum Zentralzylinderradius bestimmt werden. Außerdem wurde das Vorkommen von Pilzhyphen (Endomycorrhiza), Ca-Oxalatkristallen und Schleimzellen festgehalten.

R h i z o d e r m i s : Die Rhizodermiszellen sind mit einer radialen Breite von 10 bis 20 µm und einer vorwiegend tangentialen Breite von 10 bis 30 µm durchwegs kleiner als die der Exodermis. In Einzelfällen bei *Galtonia candicans* bis 40 µm. Deutliche Verdickungen der Rhizodermiszellen fehlen diesen Arten. Im Vergleich zu anderen Familien der Monocotyledonen sind die Rhizodermiszellen der vorliegenden, untersuchten Arten auffallend klein. Bei den *Carex*- und *Juncus*-Arten erreichen die Rhizodermiszellen häufig radiale Verbreiterungen bis zu 50 µm. Als besondere Ausnahme zeigt *Carex appropinquata* Rhizodermiszellen mit kaum 10 µm. Die Rhizodermiszellen der Poaceen sind in der Regel größer als 15 µm.

E x o d e r m i s : Die Zellen der Exodermis sind in ihrer radialen wie tangentialen Verbreiterung meist doppelt so groß wie jene der Rhizodermis. *Urginea maritima* bildet eine 2-4schichtige Exodermis und eine bis 8schichtige subexodermale Scheide (LICHTENEGGER & KUTSCHERA 1993). Bei allen anderen Arten ist die Exodermis nur 1schichtig ausgebildet. *Eucomis autumnalis* fällt mit einer tangentialen Verbreiterung der Exodermis bis zu 70 µm besonders auf. Diese tangentiale Verbreiterung sowie auch die Zartwandigkeit der Zellen ist im Vergleich zu anderen monocotylen Familien wie Cyperaceen, Juncaceen, Juncaginaceen besonders ausgeprägt. Am ähnlichsten sind diese Merkmale bei mehreren *Allium*-Arten wie z.B. *A. flavum* und *A. vineale* ausgebildet. Eine allseitige Suberinisierung der Exodermiszellen konnte bei *Othocallis* sp. und *Hyacinthella hispida* mit Sudan 3 nachgewiesen werden. Bei mehreren Arten läßt sich diese auch im Interferenzkontrast erkennen. Ausgesprochene Verdickungen, wie sie bei mehreren *Carex*-Arten bis zum Verschwinden des Lumens zu beobachten sind, fehlen.

R i n d e n p a r e n c h y m : Eine Differenzierung in Außen-, Mittel- und Innenrindenparenchym durch unterschiedliche Verdickung und Verholzung der Zellwände, wie sie häufig bei Poaceen und Cyperaceen vorkommt, konnte bei keiner der untersuchten Arten festgestellt werden. Allerdings lassen sich besonders bei dicken Wurzeln mehrerer Arten kleinzelligere und großzelligere Zonen unterscheiden. Im peripheren Bereich lassen sich oftmals Zonen mit kollabierten Zellen feststellen. An den Beispielen *Oziroë* sp., *Galtonia candicans*, *Zahariadia saundersiae*, *Eliokarmos thyrsoides*, *Hyacinthoides hispanica*, werden diese Unterschiede ersichtlich (Abb. 1, 4, 9, Abb. 11 und Abb. 20 und 21). Trotz großer Unterschiede in der Dicke ließ sich eine ähnliche Zahl der Schichten feststellen. So erreichte *Hyacinthoides hispanica* bei einer Dicke von 2,3 mm 10 Rindenparenchymschichten und *Bellevalia hyacinthoides* bei einer Dicke von 0,8 mm 11 Schichten (Abb. 20 und 15). Bei *Urginea maritima*, fanden sich bei einer Dicke von 6 mm, 48 Schichten. Bei mehreren Arten wie *Ornithogalum umbellatum* (Abb. 7), *Hyacinthoides*

Wurzelanatomische Merkmalszusammenstellung

	Außengewebe = AG Rinde										Zentralzylinder = ZZ		AG : ZZr	Inhalte		
				Rhizod.	Exodermis	Rindenparenchym								EM	CaO	Sch
	Ø d. Wurzeln in mm	Ø d. untersuchten Wurzel in mm	Außengewebe in µm	Zellgröße in µm rad./tang.	Zellgröße in µm rad./tang.	Zahl der Schichten	Zellgröße in µm	Kollabierung der Zellen d. Außenrindenparenchyms	Zellgröße in µm rad./tang.	Typ	Ø in µm	Typ				
ëoideae																
Oziroë sp.	bis 2,0	2,0	1000	10-25/10-25	20-90/40-75	12(14)	bis 200	5-6 Schichten	18/25	1	350	3	5,7	-	X	-
neoideae																
Urginea maritima [1]	bis 6,0	6,0	2600	25/25	mehrsch.50/50	48	bis 80	-	20/40-50	1	900	2	5,7	-	-	-
thogaloideae																
cadieae																
Galtonia candicans	1,0-1,2 (1,7)	1,4	620	(10)/20/30	15-20/30-40	12	bis 80	-Beginn	10(15)/20(30)	1	230	1	5,4	-	-	-
Galtonia candicans	bis 1,7	1,7	820	20/100	10-20/50-(130)	17(18)	bis 100	etwa 5 Sch.	10/20		240		6,8	-	-	
ithogaleae																
Zahariadia saundersiae	1,5-2,0	1,5	500	10/10-20	20-40/20-40	13	70-100	x	10/20	2	400	2	2,5	-	-	-
Eliokarmos thyrsoides	0,6-1,0	1,0	380	15/20(25)	30/50	8	bis 90	x	10/20	1	160	1	4,8	-	-	-
Ornithogalum umbellatum		0,3	150	10/20	20-30/25-30	3	-50	ohne Kollab.	10/12	1	50	1	3,8	-	X	-
inthoideae																
cintheae																
Scilla vindobonensis	0,4-0,7	0,7	280	10-20/15-20	20-30/20-30	7	bis 50	-	10/30	1	140	1	4,0	X	-	X
Scilla drunensis	0,4-0,7	0,48	140	15-20/10-15	20/25-40	6	bis 40	-	15/40	1	100	1	2,8			
Muscari neglectum [2]	0,3-1,8(-2)	1,6	600	10/15		13	bis 150	x etwa 5 Sch.	10/20	1	180	1	6,6	x	-	-
Bellevalia hyacinthoides	0,5-0,8	0,8	360	15/20-25	30-40/30-40	11	20-40(45)	-	10/30	1	130	1	5,5	X	X	X
Othocallis sp.	0,6-1,2	0,6	240	15-20/30	30/30-40	6-7	bis 50	-	10/20	1	180	1	3,0	X	-	-
Prospero elisae	0,3-0,5	0,48	180	20/20	20/30-40	6	bis 30	-	8/20	1	90	1	4,0	X	X	-
Hyacinthoides hispanica	0,5-2,3	2,3	1000	20/30	40/40	10	bis 160	x	10/20	1	330	3	6,1	-		x
Hyacinthoides aristidis	0,6-2,0	1,0	400	10-20/10-25	40-50	11	25-40	-	10/35	1	170	1	5,3	-	-	-
Oncostema villosa	0,6-2,0	2,0	850	15/20	50/40	17	bis 30	x	20/40	3	400	2	4,0	X	-	-
Oncostema villosa		0,6	220	15/15	20/40	8	bis 40	-	10/15-20	1	110	1	4,0	x		
Hyacinthella hispida	0,35-0,6	0,45	220	12/12	20/20	7	bis 40	-	10/15	1	150		2,9	-	-	-
sonieae																
Eucomis autumnalis	0,6-1,3	1,3	550	10/10	30/70	13	30-80	-	10/20	1	200	2	5,5	-	X	-

Endodermisausbildung:

Typ 1: Casp. Streifen ddeutlich sichtbar, Zellwände unverdickt
Typ 2: Zellwände allseits verdickt, einzelne Durchlaßzellen
Typ 1: U-förmige Verdickungen, mit Durchlaßzellen Zentralzylinderausbildung
Typ 1: Xylem-Elemente größtenteils zusammenhängend
Typ 2: Xylem-Elemente im peripheren Teil zusammenhängend, im zentralen Teil einzeln
Typ 3: Xylem-Elemente im peripheren Teil zusammenhängend, im zentralen Teil größtenteils fehlend

EM = Endemycorrhiza Pilze
CaO = Ca Oxalat
Sch = Schleimzellen

ZZr = Zentralzylinderradius

[1] LICHTENEGGER & KUTSCHERA 1993
[2] KUTSCHERA & LICHTENEGGER 1982

aristidis (Abb. 18) und *Eucomis autumnalis* (Abb. 28) sind die Zellen der mittleren Schichten nur geringfügig vergrößert. Hinsichtlich der Vergrößerung der Rindenparenchymzellen ließen sich gewisse Ähnlichkeiten bei *Allium vineale*, *Crocus albiflorus* und bei einigen Vertretern der Orchidaceen wie *O. papilionacea* und *O. morio* feststellen.

E n d o d e r m i s : In der Ausbildung der Endodermis ließen sich 3 Typen unterscheiden.

Typ 1: Zellwände unverdickt, Casparischer Streifen deutlich sichtbar

Typ 2: Zellwände allseits verdickt

Typ 3: Zellwände u-förmig verdickt

Von den 17 in der Tabelle 1 angeführten Arten kommt bei 16 Arten der Typ 1 vor (Abb. 6, Abb. 29). Ähnliche Ausbildungen kommen beispielsweise bei *Narcissus radiiflorus*, *Leucojum aestivum*, *L. vernum*, *Galanthus*

nivalis, *Crocus albiflorus* vor. Die Typen 2 und 3 kamen nur je 1x vor. Der Typ 2 ließ sich bei *Zahariadia saundersiae* (Abb. 10) feststellen, Typ 3 nur bei basisnahen Wurzeln von *Oncostema villosa*. GUTTENBERG (1968) gibt den Typ 1 (Primärendodermis) für einige Wasserpflanzen wie *Stratiotes aloides* und *Butomus umbellatus* an, KROEMER (1903) unter den Vertretern der *Amaryllidaceae* für *Clivia nobilis* und *Pancratium caribaeum*. Bei anderen monocotylen Arten treten allseitige Verdickungen beispielsweise bei *Narthecium ossifragum*, sowie bei verschiedenen Vertretern der Poaceen auf.

Bei *Oncostema villosa* war feststellbar, daß die u-förmige Verdickung (Abb. 22 und 23) besonders gut nur bei den basisnahen Wurzeln ausgebildet ist. Bei dieser Art wurden auch basisfernere, daher wurzelspitzennähere Stücke untersucht und diese zeigten, daß die u-förmige Verdickung erst allmählich einsetzt (Abb. 25, 26). U-förmige Verdickungen ließen sich auch bei *Tofieldia calyculata*, *Veratrum album*, *Anthericum ramosum* und *A. liliago* sowie besonders bei *Allium montanum* und bei zahlreichen Vertretern der Cyperaceen, Juncaceen und Poaceen feststellen.

Zentralzylinder:

Für den Zentralzylinder ließen sich ebenfalls 3 Typen unterscheiden:

Typ 1: Xylem-Elemente größtenteils zusammenhängend, den peripheren und zentralen Teil einnehmend

Typ 2: Xylem-Elemente größtenteils im peripheren Teil zusammenhängend und im zentralen Teil einzeln im Grundparenchym verteilt

Typ 3: Xylem-Elemente im peripheren Teil zusammenhängend, im zentralen Teil größtenteils fehlend

Allen untersuchten Arten gemeinsam ist, daß Verdickungen und Verholzungen des Grundparenchyms fehlen. Wie aus der Tabelle 1 ersichtlich ist, sind die meisten Arten dem Typ 1 zuzuordnen. Bei anderen monocotylen Vertretern kommt dieser Typ beispielsweise bei mehreren *Allium*-Arten, bei *Narcissus radiiflorus*, *Leucojum aestivum*, *L. vernum*, *Galanthus nivalis*, *Crocus albiflorus*, *Erythronium dens-canis* vor. Der Typ 2 ist bei *Urginia maritima*, *Zahariadia saundersiae*, *Oncostema villosa* und *Eucomis autumnalis* zu finden. Auffallende Ähnlichkeiten mit anderen Vertretern der Monocotyledonen liegen nicht vor. Der Typ 3 kommt nur bei *Hyacinthoides hispanica* und *Oziroë* sp. vor. Die größten Ähnlichkeiten dazu zeigen *Anthericum ramosum* und *A. liliago*.

Verhältniszahl von Außengewebe (=AG) zu Zentralzylinderradius (=Zzr):

Diese Verhältniszahl gibt besonders bei Poaceen und Cyperaceen gute Hinweise auf feuchte oder trockene Standorte. Je größer der Wert umso feuchter ist zumeist der Standort. Auch SCHRÖDER (1952) verwendete die Breite der Rinde und die des Zentralzylinders zur Kennzeichnung der Arten. Inwieweit diese Bewertung bei den *Hyacinthaceae* Rückschlüsse auf Standortsbedingungen zulassen, muß erst näher untersucht werden. Das Vorhandensein einer Zwiebel vermag möglicherweise den direkten Standortsbezug zu verändern.

Die Schwankungsbreite des Verhältnisses von AG:ZZr liegt zwischen 2,5 und 6,8. Die Angaben der Werte der einzelnen Wurzeln der untersuchten Arten sind in der Tabelle 1 enthalten. Bei den Poaceen ergibt sich bei *Glyceria maxima* für AG:ZZr ein Wert von 5,7 bis 6,8. Für *Bromus erectus* ein solcher von 1,3 bis 1,8.

Die Verpilzung der Wurzeln (Endomycorrhiza) beschränkte sich bei den vorliegenden Untersuchungen auf die Tribus *Hyacintheae*, wobei sie auch in dieser Gruppe bei *Scilla drunensis*, *Hyacinthoides hispanica* und *H. aristidis* fehlte.

Ca-Oxalatkristalle konnten nur bei *Oziroë* sp., *Ornithogalum umbellatum*, *Bellevalia hyacinthoides*, *Prospero elisae* und *Eucomis autumnalis* gefunden werden.

Schleimzellen ließen sich bei *Scilla vindobonensis*, *Bellevalia hyacinthoides* und *Hyacinthoides hispanica* nachweisen.

Über die Wurzeln der *Hyacinthaceae*, ein Literaturüberblick

Die neuesten DNS-Sequenzierungen zeigen, daß die *Hyacinthaceae* nach Ausschluß der nordamerikanischen *Chlorogaleae* eine monophyletische Gruppe sind, die ausschließlich von Zwiebelpflanzen gebildet wird (FAY & CHASE 1996). Ihre Hauptwurzel ist sehr kurzlebig und wird meist schon am Sämling von sproßbürtigen Wurzeln ersetzt. Ganz allgemein neigen homorrhize Wurzeln zu Heterorrhizie, die zu Befestigungs-, Nähr-, Speicher-, Zugwurzeln usw. führt. Solche Wurzeln zeigen dann in ihrem morphologischen und anatomischen Bau typische Anpassungen an die jeweilige Funktion. Darauf wäre bei Untersuchungen generell zu achten.

Das jährliche Absterben der äußeren Zwiebelblätter und des untersten Bereiches des Zwiebelkuchens (Stammes) beschränkt auch die Lebensdauer der Wurzeln auf maximal etwa ein Jahr. Bei vielen Arten ist sie aber beträchtlich kürzer, z. B. bei *Scilla* s. str. und *Othocallis* treiben die Wurzeln im September oder Oktober aus und sind zur Fruchtreife Ende April, Anfang Mai bereits wieder abgestorben. Diese extrem kurzlebigen Wurzeln sind zumeist relativ dünn und unverzweigt. Selbst bei Entfernung der Wurzelspitze wird nur selten eine Seitenwurzel gebildet. Die etwas länger lebenden Wurzeln (z. B. bei *Muscari*) sind gewöhnlich etwas dicker und treiben in bescheidenem Ausmaß auch Seitenwurzeln. Richtig dicke Wurzeln sind uns nur von großzwiebeligen Arten der Urgineen bekannt. Dabei muß darauf geachtet werden, ob Arten mit synanthen Laubblättern (z. B. *Muscari* usw.) und proteranthen Laubblättern (z. B. *Prospero*, *Urginea* u.s.w.), die die Laubblätter im Herbst und Winter haben, dann von Mai bis August, September blattlos sind, um erst im Herbst dann die dazugehörigen Blütenstände zu treiben, vorliegen. Bei Letztgenannten überleben die Wurzeln die sommerliche Trockenperiode im Ruhezustand, sie sind in der Regel auch stärker verzweigt (siehe LICHTENEGGER & KUTSCHERA 1993: 142, *Urginea maritima* Agg.).

FREIDENFELT (1902: 129) hat die Wurzeln krautiger Pflanzen auf verschiedene Typen aufgeteilt. Unter den Adventivwurzelformen zählt er bei den mesophilen-xerophilen Typen den Saugwurzeltyp Zwiebelwurzeltypus auf: „Wurzeln fast ohne Nebenwurzeln; Wurzelhaarbildung unterdrückt. Bei stärkeren, tiefergehenden Wurzeln Übergänge zum Haftwurzeltypus". Auf den Seiten 145-147 führt er Näheres über ihn aus:

Das Vorhandensein eines unterirdischen Stammes setzt die Ansprüche an die Wurzeln als Haftorgane herab. Sie können in einem Schleimgewebe Wasser speichern, wodurch das Bedürfnis einer Wasserabsorption während ungünstiger Umstände beseitigt ist, auch ist Reservenahrung vorhanden. Das Wurzelsystem ist deshalb bei den hiehergehörigen Arten ziemlich reduziert. Der Zwiebelwurzeltypus entfernt sich am weitesten von der Hauptwurzel. Anstatt eines einzigen stark verzweigten Wurzelstammes sind viele aufgetreten, die aneinanderstehen und nicht tief hinabreichen, dafür ist ihre Verzweigung beinahe auf Null reduziert worden und die Wurzeln selbst sind zart geworden und besitzen nun sehr spärlich Wurzelhaare.

Zwiebelgewächse kommen bekanntlich am zahlreichsten in heißen und trockenen Gegenden vor. Die Vegetationsperiode ist auf eine kürzere Zeit in einer kühleren, feuchteren Jahreszeit beschränkt. Dazu kommt, daß die Wurzeln, die nur eine Vegetationsperiode leben, im Herbst, wenn der Boden feuchter ist, entwickelt werden.

Bisher ist nur von wenigen Hyacinthaceen-Arten die Morphologie der Wurzeln beschrieben worden. DRAHEIM (1929: 423-425) gibt zwar richtige, aber nicht ganz komplette Angaben über *Hyacinthus orientalis*, *Muscari botryoides*, *Othocallis amoena* und, die Angaben von RIMBACH übernehmend, *Scilla bifolia*. So unglaublich es klingt, wirklich weitreichende makroskopische und mikroskopische Beschreibungen existieren erst von 4 Arten: Aus dem *Urginea maritima*-Aggregat (*Urgineoideae*) wurde die auf Malta heimische diploide Art *U. pancration* wie folgt charakterisiert: „Zu den am häufigsten auftretenden Arten zählt *Urginea maritima*. Je m^2 können 3-9 Pflanzen vorkommen. Ihre Zwiebeln haben einen Durchmesser von 4-10 cm. Von anderen Stand-

orten wird ein Durchmesser bis 18 cm angegeben. Die 4-8 mm dicken Sproßwurzeln, die kreisförmig am Zwiebelkuchen entspringen, wachsen überwiegend horizontal oder schräg aufwärts, einige auch in weitem Bogen abwärts, einzelne verlaufen knapp unter Flur. - Die Rhizodermis und die frühzeitig verholzte ein- mitunter 2(4)-schichtige Exodermis sowie daran anschließend eine bis 6-schichtige verkorkte dünnwandige Scheide bleiben längere Zeit erhalten. Das bis über 19-schichtige großzellige Rindenparenchym wird bei Neubildung von Sprossen weitgehend aufgelöst. Der Zentralzylinder mit einem Durchmesser von über 0,8 mm kann über 20 Xylem-Leitstränge enthalten. Die inneren Leitelemente haben einen Durchmesser bis 60 µm und mehr. Sie treten innerhalb des gesamten Grundgewebes nahezu gleichmäßig verteilt auf. Überjährige Wurzeln sind nach Auflösung des Rindenparenchyms von einer pergamentartigen Hülle umgeben" (LICHTENEGGER & KUTSCHERA 1993: 143)

Ebenfalls von der Insel Malta wird das Wurzelwerk von *Melomphis arabica* (*Ornithogaloideae*) vorgestellt: „Kleine bis mittelgroße Zwiebeln mit einem Durchmesser von 30-40(45) mm und mehrere Tochterzwiebeln bildet *Ornithogalum arabicum* [= *Melomphis arabica*]. Über 30 (40) Sproßwurzeln können, kranzförmig angeordnet, an der Zwiebelscheibe entstehen. Im basalen Abschnitt beträgt deren Durchmesser bis 2,2 (2,5) mm, 10-34 cm von der Basis entfernt 0,8-0,6 mm. Auf Querschnitten ist das Lumen der Rhizodermiszellen etwa 1/4 so groß wie jenes der Exodermiszellen. Sie sind unverkorkt und unverholzt. Die mittleren Zellen des bis 8-schichtigen Rindenparenchyms sind im basalen Teil der Wurzeln bis ca. 220 µm, im auslaufenden Teil bis 100 µm weit. Die rundlichen, ca. 15-20 µm weiten Endodermiszellen erscheinen allseits schwach verdickt. Verholzt sind nur die Xylem-Leitelemente. Die Breite des Zentralzylinderradius mit seinen 1-2 weitlumigen Xylemelementen verhält sich zur Breite des Außengewebes wie 1:n7 (8) bzw. 1:n3 (4)" (LICHTENEGGER & KUTSCHERA 1993: 143).

An Kärntner Pflanzen wurden die Wurzeln von *Loncomelos pyrenaicus* (*Ornithogaloideae*) beschrieben: „Wurzeln zuweilen mehr als 25 kranzförmig am Rande der gestauchten Achse, mit kurzen Haaren, Seitenwurzeln in der Regel fehlend. Farbe weiß. Tiefe von Zwiebel und Wurzeln in Kärnten, 500-800 m NN (8-)9-11 bzw. 14–18 cm .... Ähnlich wie bei *O. umbellatum* wachsen die Wurzeln vorwiegend waagrecht oder schräg abwärts, bei oberflächlicher Trockenheit auch kurzfristig aufwärts ... Die Wurzeln sind anfangs glasig und sehr weich, später etwas zäh. Die Cutinisierung der Rhizodermiszellen und der Schleimgehalt der Zellen des Rindenparenchyms verzögern die Wasserabgabe" (KUTSCHERA & LICHTENEGGER 1982: 49).

Und aus Niederösterreich wurden Wurzeln von der Hyacinthoidee *Muscari neglectum* (nur eine hexaploide Sippe dieser Art wächst in Österreich wild) vorgestellt: „Wurzeln bis über 30 an der Zwiebelscheibe, 0,8-1,8 (-2) mm dick, zuweilen mehr als 20 cm lang, mit 0,1-0,3 mm langen Haaren, Seitenwurzeln 1. Ordnung 1-4 je 5 cm, 2. Ordnung meist fehlend, Farbe weiß. Tiefe von Zwiebel und Wurzeln in Niederösterreich 4-6 bzw. 8-12 cm. Bewurzelung aus stark gestauchter, zu Zwiebelscheibe verbreiterter Grundachse, scheibenförmig bis halbkugelig, teils schalenförmig, schütter, flach. Wurzeln schwach verzweigt. Die Wurzeln verlaufen wie auf allen übrigen untersuchten Rasenstandorten vorwiegend horizontal. Sie entstehen im Herbst und zeitigen Frühjahr in Zeiten gleichbleibend geringer Wärme und hoher Feuchte. Die im Frühling beginnende, von oben nach unten fortschreitende Abtrocknung des Bodens bewirkt mit Hilfe der Wasservorräte in Wurzel und Sproß das Aufwärtswachsen mehrerer Wurzeln. Die Zellen des Rindenparenchyms der Wurzeln von *M. neglectum* sind weitlumiger als die aller übrigen dargestellten Arten der Familie [*Liliaceae* s. l.]. Die rasche Entwicklung der Wurzeln der frühblühenden Art und deren rasche Wasseraufnahme könnten damit zusammenhängen. Die zartwandigen Zellen von Rhizodermis und Exodermis erleichtern namentlich bei Seitenwurzeln das Eindringen von Pilzhyphen .... Auf den trockenen Böden ihrer lichtreichen natürlichen Standorte enthält ihr Mittelrindenparenchym meist zahlreiche Pilzhyphen" (KUTSCHERA & LICHTENEGGER 1982 : 49).

Es wäre hoch an der Zeit, den makroskopischen Beschreibungen der Wurzeln mehr Bedeutung zu schenken!

Galtonia candicans ist unter den *Hyacinthaceae* jene Art mit den mikroskopisch am besten untersuchten Wurzeln. GUTTENBERG & JAKUSZEIT (1957) haben die Entwicklung des Embryos und der Primärwurzel eingehend studiert. TSCHERMAK-WOESS & DOLEŽAL (1953: 360-61, 371, 373, 384-85) haben die karyologische Differenzierung des Wurzelgewebes in Verbindung mit der Seitenwurzelbildung unter die Lupe genommen. Sie hielten fest, daß *Galtonia candicans* nur 1-2 Seitenwurzeln anlegt, die spät austreiben. Nach Entfernung des Spitzenmeristems wachsen die Seitenwurzeln rascher. Die Seitenwurzelanlagen haben eine steil kuppenförmige oder kugelige Gestalt und durchbrechen in der Regel die Endodermis und das Rindengewebe schnell. In der Mitte des Zentralzylinders liegen die auffallend weitlumigen Zellen der Tracheen, die besonders große Kerne enthalten, aber niemals Mitosen eingehen. Nach Struktur und Volumen dürfte es sich um hochpolyploide Kerne handeln. Die Endodermis besteht vorwiegend aus tetraploiden Zellen, diploide sind selten. An die Endodermis schließen 2-3 Schichten relativ englumiger Zellen an; sie sind durchwegs diploid. Dann folgen weitlumige Zellen in 4-5 Lagen, die sich durch gelegentliche Mitosen als tetra- und oktoploid erweisen. Unter ihnen sind Idioblasten mit Oxalatraphiden, die wie ihre umgebenden Zellen di- oder tetraploid sind. Unter der Exodermis schließen dann wieder zwei englumige Zellschichten mit durchgehend diploiden Kernen an. Die Rhizodermis wurde nie in Teilung gefunden, ihre Kerne hatten in allen Fällen diploiden Charakter.

Die Wurzeln von *Othocallis siberica* sind normalerweise unverzweigt, Seitenwurzeln treiben sie bestenfalls, wenn die Spitze der Hauptwurzel abgebrochen wird. Auch sie weist in der Mitte des Zentralzylinders auffällige weitlumige Zellen auf (TSCHERMAK-WOESS & DOLEŽAL 1953).

HOLZER (1952) untersuchte die Karyologie der Wurzeln von *Honorius nutans* und *H. boucheanus* und stellte fest, daß in äußeren Rindenschichten diploide, in den inneren tetra- und oktoploide Kerne vorliegen. Bei *Ornithogalum umbellatum* fand er, daß beide äußeren Rindenschichten und die Endodermis großteils tetraploide, seltener diploide Kerne aufweist. *Muscari botryoides* zeigen in den zwei Schichten unter der Rhizodermis nur diploide, im Rindenparenchym dann diploide, darunter tetraploide und dann abermals diploide Kerne.

FRISCH & NAGL (1979:268) haben bei *Scilla bifolia* s. l. ermittelt, daß die Nährwurzeln nur di- und tetraploide Kerne enthalten, die Zugwurzeln aber zusätzlich noch 8- und 16-ploide.

Es zeigt sich also, daß das für die Hyacinthaceen als typisch angesehene großzellige Gewebe im Rindenparenchym auf endomitotische Polyploidisierung zurückzuführen ist, die bei der Gewebedifferenzierung dieser Familie generell eine zentrale Rolle spielen dürfte (SPETA 1972:50).

Aufmerksamkeit verdienen weiters die Tracheen, die nach CHEADLE & KOSAKAI (1971) bei den *Hyacinthaceae* weder im Stamm noch im Blatt, sondern nur in den Wurzeln zu finden sind. Da die Tracheen in den Wurzeln der Monokotylen primitiv bis hoch abgeleitet auftreten, sind sie für die phylogenetische Systematik von Interesse (WAGNER 1977). CHEADLE & KOSAKAI (1971: 330, 332) haben also auch etliche Gattungen der *Hyacinthaceae* untersucht. Sie stellten fest, daß die Urgineoideen *Rhadamanthus*, *Schizobasis* und *Bowiea* primitive Tracheen haben, d. h. ihre Siebplatten sind netzartig perforiert. Ganz ähnliche Siebplatten haben die *Massonieae* (*Massonia*), die von ihnen ebenfalls als ursprünglich angesehen werden, *Lachenalia* und *Drimiopsis* weisen eine größere Maschenweite als *Massonia* auf. Bei *Albuca* und *Stellarioides* fehlt jedwedes Geflecht, die Querwände sind offensichtlich völlig aufgelöst. Sie werden als abgeleitet auf primitiver Stufe angesehen. Auch die Versteifungen der seitlichen Zellwände sind einigermaßen verschieden ausgebildet. Außerdem fallen beachtliche Größenunterschiede der Tracheiden auf, die nach den Ergebnissen von TSCHERMAK-WOESS & DOLEŽAL (1953) auf artspezifisch verschieden hohe endomitotische Polyploidisierung hinweist. Die Anordnung der Xylemelemente im Zentralzylinder ist bei den *Hyacinthaceae*, wie vorhin gezeigt, nicht einheitlich: 3 verschiedene Typen sind

unterscheidbar! Alles in allem empfiehlt sich das Hadrom für weiterführende Untersuchungen!

Nach SCHWARZ (1883: 173) werden an den Wurzeln von *Bellevalia comosa* (vielleicht *Muscari comosum*?), *Brimeura amethystina*, *Muscari* (*Leopoldia*) *monstrosa*, *M. botryoides*, *Hyacinthoides non-scripta*, *Oncostema peruviana* und *Dipcadi serotinum* Wurzelhaare gebildet.

Hyacinthoides non-scripta zeigt Wurzelhaare allerdings nur in einem engbegrenzten Abschnitt an nur wenigen Wurzeln (DAFT et al. 1980: 187). Möglicherweise wird das eher spärliche Auftreten durch Endomykorrhizen kompensiert. Wie nämlich bereits GALLAUD (1905: 33) feststellte, dürften Endomykorrhizen bei den *Hyacinthaceae* nicht selten sein: Bei *Hyacinthoides non-scripta*, *Scilla bifolia*, *Prospero autumnale*, *Muscari comosum*, *M. neglectum*, *M. lingulatum* [sollte vielleicht *Hyacinthoides lingulata* sein?], *Ornithogalum umbellatum* und *Loncomelos pyrenaicus* sollen sie sogar sehr häufig vorkommen. DAFT et al. haben herausgefunden, daß der Pilz die Wurzeln sofort nach ihrem Austritt aus der Zwiebel befällt. Die Hyphen gehen nicht in die Zwiebel, sondern entwickeln sich im Herbst und Winter nur im freien Teil der Wurzeln. Sie konnten nach Sporen und Myzelcharakter 5 Arten dieser Endophyten identifizieren. Die hier vorliegende Untersuchung zeigt, daß die Subfamilie *Hyacinthoideae* reichlich Endomykorrhizen aufweist. In den Zellen der Wurzeln von Arten anderer Subfamilien wurden von uns keine gefunden. Bei *Ornithogalum umbellatum* und *Loncomelos pyrenaicus* sind sie aber von GALLAUD (1905: 33) und SCANNERINI et al. (1977) bereits gesichtet worden, sodaß ausgedehntere Untersuchungen den Kreis der Arten mit Pilzhyphen in den Wurzelzellen noch erweitern werden.

Über Inhaltsstoffe der Wurzeln von *Hyacinthaceae* existieren nur zwei Angaben. LEHRACH (1981) hat die phenolischen Substanzen in der rübenförmigen Zugwurzel von *Scilla subnivalis* untersucht. Sie stellte fest, daß 4 Substanzen nur in der Zugwurzel (darunter 2-Hydroxy-7-0-methyl-scillascillin), 4 nur in der Zwiebel und weitere 4 in beiden vorkommen. KOPP (1983) hat die Wurzeln von *Urginea aphylla* auf den Gehalt an Bufodienoliden hin untersucht. Nach der Blütezeit Ende September, als die jungen Blätter gerade zu treiben begannen, enthielten die Wurzeln 0,225 %, der Zwiebelkuchen 0,29 %, die äußeren Zwiebelblätter 0,078 %, die mittleren und inneren 0,125-0,160 % und die grünen Blatteile 0,23 %. Hinsichtlich der qualitativen und quantitativen Zusammensetzung der Bufodienolide in den einzelnen Organen sind wesentliche Unterschiede zu bemerken: So enthalten Zwiebelkuchen und Wurzeln als Hauptkomponente Scillarenin-β-D-glucosid, das sonst nur noch in den mittleren Zwiebelblättern und im unteren Teil der inneren Zwiebelblätter in geringer Menge nachzuweisen war. Scilliphäosid hingegen, das in allen übrigen Teilen der Pflanze vorkommt, fehlt in den Wurzeln und im Zwiebelkuchen völlig. Nachstehende Tabelle 2 gibt über die Verteilung in den einzelnen Organen Aufschluß:

Tabelle 2:
Anteil einzelner Bufadienolide am Gesamtgehalt in verschiedenen Teilen einer Meerzwiebelpflanze (*Urginea aphylla*, Herkunft: Fethiye, Türkei; Angaben in %, Bestimmung mittels HPLC [11,24]).

Bufadienolid	Pflanzenteil							
	Zwiebel (Schalen)							
			innerste					
	äußere	mittlere	oben	unten	Blatt	Blütenschaft	Zwiebelkuchen	Wurzeln
Scilliphäosidin-ß-D-glucosid	7	30	9	13	11	10	18	14
Scilliphäosid	17	1	38	2	36	2	-	-
Scillicyanosid	68	50	37	64	38	77	23	31
Desacetylsillirosid	-	-	-	-	-	-	-	2
Scilliglaucosid	5	13	11	18	13	8	19	9
Scillarenin-ß-D-glucosid	-	5	-	2-	-	-	36	38
Scillaren A	-	-	4	-	-	3	3	6
Bufadienolide, nicht identifiziert	3	1	1	1	2	-	1	-

Die Frage nach den Biosyntheseorten, nach Um- und Einlagerung der einzelnen Bufodienolide wäre auch für die Wurzeln nicht uninteressant.

Mehrfach sind die Zugwurzeln der Hyacinthaceen Gegenstand von Untersuchungen gewesen. Schon de VRIES (1880) hat sie an *Hyacinthus orientalis* studiert. Besonders eindrucksvoll dick sind sie bei *Scilla* s. str., weshalb sie von ihr mehrmals beschrieben und abgebildet wurden (BAKER 1879; CAVARA 1912; u. a.). 1896 konstatiert RIMBACH, daß *Scilla bifolia* und *Hyacinthus orientalis* die Tiefenlage der Zwiebeln durch Kontraktion der Wurzeln erreichen. Im Jahre 1897 hat RIMBACH Wurzelverkürzung bei *Scilla bifolia*, die zweierlei, örtlich und zeitlich getrennt entstehende, Wurzeln habe, *Hyacinthus orientalis* und *Galtonia candicans*, deren kontraktile Adventivwurzeln rings an der senkrecht aufwärts wachsenden Grundachse ziehen und unter Beibehaltung der Richtung derselben eine Abwärtsbewegung der Pflanze verursachen, beschrieben. RIMBACH (1899) behandelt abermals die Zugwurzeln von *Scilla bifolia*, *Galtonia candicans* und *Honorius nutans*. Über die bis zu 5 mm dicken Zugwurzeln von *S. bifolia* schreibt er, daß ihr Basalteil, anfangs glatt, runzelig wird, sobald die Verkürzung 30 % übersteigt. Bis 60 % auf 5 mm Länge werden in 6–8 Wochen erreicht. Der Zentralzylinder ist in den Zugwurzeln etwas größer als in den Nährwurzeln, erstere haben 6 Gefäßbündel, letztere nur 3. Das Verhältnis Zentralzylinder zu Rinde ist bei ersteren 1:145, bei letzteren 1:15. Über die Geschwindigkeit der Wurzelverkürzung bei *Melomphis arabica* gibt RIMBACH 1927 Aufschlüsse: In 24 Stunden schrumpfen sie um ½ mm. Dieser Vorgang dauert 1 ½ Monate, bei *Galtonia candicans* 2 Monate. Die Zugwurzeln von *Scilla bifolia* verkürzen sich bis 1 cm, die von *Melomphis arabica* zwischen 1 und 3 cm und die von *Galtonia candicans* zwischen 3 und 8 cm. Bei *Muscari neglectum* zieht sich ein Teil der Wurzel um 30-50 % zusammen, bei *Scilla bifolia* und *Galtonia candicans* zwischen 50 und 75 % (RIMBACH 1926).

In letzter Zeit hat PÜTZ (1989, 1991) gerade Zugbewegung ohne Wachstumsbewegung bei *Hyacinthoides non-scripta* und *Lachenalia bulbifera* bei deutlicher Heterorrhizie festgestellt. *Eucomis punctata* hingegen hat ± einheitliche Bewurzelung.

Aufschlüsse über die Veränderungen in der Wurzel im Laufe der Verkürzung geben anatomische Querschnitte, die WILSON & HONEY (1966) an *Hyacinthus orientalis* und REYNEKE & van der SCHIJFF (1974) an *Eucomis pallidiflora* und *E. autumnalis* untersucht haben: Die Rhizodermiszellen sind dünnwandig und bleiben normalerweise zeitlebens erhalten. In der Wurzelrinde können 5 Zonen unterschieden werden (von außen nach innen): 1. Die Exodermis wird aus einer einzigen Lage verlängerter Zellen gebildet, die im Querschnitt ± quadratisch sind; sie sind bedeutend größer als die Rhizodermiszellen. In jungem Zustand sind die Zellwände dünn, während sie in reiferem Zustand verdickt und verhölzt sind. 2. Das periphere Rindenparenchym liegt unterhalb der Exodermis und besteht aus 2-4 Zellagen. Zwischen diesen befinden sich, wenn überhaupt, nur wenige kleine Interzellularen. Im Querschnitt sind die Zellen der jungen Wurzeln ± kreisförmig bis quadratisch, die der alten sind tangential gestreckt, die verdickten Wände sind durch den Druck während der Verkürzung unregelmäßig gefältelt. Sie sind aber nie komplett zusammengedrückt. Wenn die Exodermis alter Wurzeln durch den Druck aufreißt, werden sie meristematisch, teilen sich periklin und bilden ein Wundgewebe. 3. Das Rindenaerenchym nimmt den größten Teil im Wurzelquerschnitt ein. Im Verlaufe der Zeit bilden sich in ihm große Interzellularen, die Zellen nehmen variable Formen an. Während der Verkürzung werden die äußeren Lagen zerdrückt. 4. Das kontraktile Parenchym besteht aus parenchymatischen Zellen, die für die Kontraktion der Wurzel verantwortlich sind. In jungen Wurzeln besteht es aus 12 bis 20 Zellagen. Die durchschnittliche Länge der Zellen ist 800 µm, während der Durchmesser nur 30 µm ausmacht. Ihre endgültige Länge kann ca. 375 µm, ihr Durchmesser 180 µm sein. 5. Die Endodermis der Seitenwurzeln hat großteils verdickte Zellen, die Endodermiszellen der Zugwurzeln bleiben aber unverdickt, der Casparische Streifen ist gut zu sehen. In jungen Wurzeln sehen die Zellen dem kontraktilen Parenchym sehr ähnlich. In der entwickelten

Wurzel erweitern sie ihren Durchmesser nicht.

Der Zentralzylinder besteht zu äußerst aus einer Lage lebender, dünnwandiger, perizyklischer Zellen ohne Interzellularen. Ca. 23 Tracheen sind radial angeordnet.

Abgesehen von wurzelanatomischen Untersuchungen an *Hyacinthus orientalis* (KELLER 1900; FREIDENFELT 1902, 1904) und *Urginea maritima* (CARPENTER 1937, 1940) sind nur noch von BOUVIER (1915: 574) welche an *Bowiea* und von FUCHSIG (1911: 35) an *Albuca*, *Galtonia*, *Eucomis*, *Dipcadi* u.a. durchgeführt worden. Sie haben mitgeholfen, die *Scilleae* von den *Tulipeae* zu trennen und aufzuwerten.

Speicherwurzeln sind bei den *Hyacinthaceae* eine Seltenheit. Bisher wurden nur bei wenigen *Ledebouria*-Arten welche bekannt. Ebenso selten ist das Auftreten von Wurzelsprossen. WARMING (1877-79) hat bei *Oncostema hughii* welche gefunden, SPETA (unveröff.) bei *O. villosa* und bei *Urgineopsis modesta* (SPETA 1980: 205). Der Großteil der Hyacinthaceen-Wurzeln ist ± weiß, selten treten rötlich gefärbte auf wie z.B. bei einigen *Urginea*-Arten. Die voll entwickelten Wurzeln der *Ornithogalum umbellatum*-Verwandtschaft sind schwefelgelb (SPETA 1992).

Zusammenfassung

Allen hier untersuchten Arten gemeinsam ist, daß die Grundparenchymzellen sowohl der Rinde wie des Zentralzylinders keinerlei Verdickungen der Zellwände zeigen. Die Rhizodermiszellen sind in der Regel deutlich kleiner als jene der Exodermis und sind durchwegs 1schichtig. Mit Ausnahme von *Urginea maritima* ist auch die Exodermis 1schichtig. *Urginea maritima* bildet eine 2-3schichtige Exodermis und eine bis 8schichtige subexodermale Scheide. Innerhalb des Rindenparenchyms kommt es bei mehreren Arten zu besonders starken Vergrößerungen von Rindenparenchymzellen (-200 µm). Im peripheren Bereich sind oftmals Zonen mit kollabierten Zellen festzustellen. Bei der Endodermis ließen sich 3 verschiedene Typen unterscheiden. Bei den meisten Arten blieb sie im unverdickten Zustand mit deutlich sichtbarem Casparischen Streifen erhalten. Allseits verdickte sie sich bei *Zahariadia saundersiae* und u-förmig bei *Oncostema villosa*. Hinsichtlich der Ausbildung des Zentralzylinders unterschieden sich ebenfalls drei Typen. Am häufigsten kam jener Typ vor, bei dem die zentralen und peripheren Xylem-Elemente ebenfalls vorwiegend zusammenhängen, im zentralen Teile jedoch einzeln im Grundparenchym verteilt sind. Beim dritten Typ fehlen weitgehend im zentralen Teil Xylem-Elemente. Die Verhältniszahl von Außengewebe zu Zentralzylinderradius zeigte eine Schwankungsbreite von 2,5 bis 6,8. Weitere Unterschiede zeigten sich beim Vorkommen von Endomycorrhiza, Ca-Oxalatkristallen und Schleimzellen.

Literatur

BAKER J. G. (1879): *Chionodoxa nana*. — Bot. Mag. **35**: t 6453 + 2 pp.

BATSCH A. I. G. C. (1786): Dispositio generum plantarum iensium. — Ienae: Hellerianis.

BOUVIER W. (1915): Beiträge zur vergleichenden Anatomie der *Asphodeloideae* (Tribus: *Asphodeleae* und *Hemerocallideae*). — Denkschr. Kaiserl. Akad. Wiss., Math. – Naturwiss. Kl. **91**: 539-577, V Tafeln + 5pp. Text.

CARPENTER D.C. (1937): Anatomy of *Urginea maritima* (L.) BAKER. — Doctoral Diss. Univ. Michigan, Ann. Arbor., 30 pp.[Publiziert in: Papers Mich. Acad. Sci. Arts Let. **25**, 1939 (1940)].

CAVARA F. (1912): Tuberizzazione di radici secondarie in *Scilla bifolia*. — Rend. Acad. Sci. Fis. Mat. Napoli **18**: 115-118.

CHEADLE V. I. & H. KOSAKAI (1971): Vessels in *Liliaceae*. — Phytomorphology **21**: 320-333.

CHOUARD P. (1926): Germination et formation des jeunes bulbes de quelques Liliiflores (*Endymion*, *Scilla*, *Narcissus*). — Ann. Sci. Nat. Bot., sér. 10, **8**: 299-353.

DAFT M. J., M. T. CHILVERS & T. H. NICOLSON (1980): Mycorrhizas of the *Liliiflorae*. I. Morphogenesis of *Endymion*

non-scriptus (L.) GARCKE and its mycorrhizas in nature. — New Phytol. **85**: 181-189.

DAHLGREN R. M. T. & H. T. CLIFFORD (1982): The Monocotyledons – A comparative study. — London, New York: Academic Press.

DAHLGREN R. M. T., H. T. CLIFFORD & P. F. YEO (1985): The families of Monocotyledons. Structure, evolution and taxonomy. — Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo: Springer-Verlag, 520 pp.

DRAHEIM W. (1929): Beiträge zur Kenntnis des Wurzelwerkes von Iridaceen, Amaryllidaceen und Liliaceen. — Bot. Arch. **23**: 385-440.

ENGLER A. (1988): *Liliaceae*. In: A. ENGLER & K. PRANTL, Die natürlichen Pflanzenfamilien 2/4: 10-91.

FAY M. F. & M. W. CHASE (1996): Resurrection of *Themidaceae* for the *Brodiaea* alliance, and recircumscription of *Alliaceae*, *Amaryllidaceae* and *Agapanthoideae*. — Taxon **45**: 441-451.

FREIDENFELT T. (1902): Studien über die Wurzeln krautiger Pflanzen. I. Über die Formbildung der Wurzel vom biologischen Gesichtspunkte. — Flora **91**: 115-208, tt. XVI-XIX.

FREIDENFELT T. (1904): Der anatomische Bau der Wurzel in seinem Zusammenhange mit dem Wassergehalt des Bodens. (Studien über die Wurzeln krautiger Pflanzen II). — Bibl. Bot. **61**.

FRISCH B. & W. NAGL (1979): Patterns of endopolyploidy and 2 C nuclear DNA content (Feulgen) in *Scilla* (*Liliaceae*). — Plant Syst. Evol. **131**: 261-276.

FUCHSIG H. (1911): Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der *Lilioideae*. — Sitzungsber. Kaiserl. Akad. Wiss. Wien, Math. - Naturwiss. Kl. **120**, Abt. I: 957-999, t. I-III.

GALLAUD I. (1905): Études sur les mycorhizes endotrophes. — Rev. Gen. Bot. **17**: 5-48, t. 1-4.

GUTTENBERG H. von (1968): Der primäre Bau der Angiospermenwurzel. — Handbuch der Pflanzenanatomie. Gebrüder Bornträger, Berlin, Stuttgart, 472 p.

GUTTENBERG H. v. & C. JAKUSZEIT (1957): Die Entwicklung des Embryos und der Primärwurzel von *Galtonia candicans* DECNE. nebst Untersuchungen über die Differenzierung des Wurzelvegetationspunktes von *Alisma plantago* L. — Bot. Studien **7**: 91-126.

HOLZER K. (1952): Untersuchungen zur karyologischen Anatomie der Wurzel. — Österr. Bot. Z. **99**: 118-155.

KELLER I. A. (1900): Notes on hyacinth roots. — Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. Part II. **52**: 438-440.

KERNER A. (1991): Pflanzenleben. 2. Bd. — Leipzig & Wien: Bibliograph. Inst. 898 pp.

KLEBS G. (1885): Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung. — Untersuchungen aus dem Bot. Inst. zu Tübingen **IV**: 536-635.

KOPP B. (1983): II. Mitteilung über Bufadienolide. Bufadienolidgehalt, -zusammensetzung und -verteilung in einigen Mustern von *Urginea maritima* - Agg. — Sci. Pharm. **51**: 238-248.

KRAUSE K. (1930): *Liliaceae*. - In: A. ENGLER & K. PRANTL, Die Natürlichen Pflanzenfamilien 15a: 227-386.

KROEMER K. (1903): Wurzelhaut, Hypodermis und Endodermis der Angiospermenwurzel. — Bibliotheka Bot. **59**.

KURSCHAT L. (1931): Untersuchungen über den Strangverlauf in den Wurzeln einiger Liliifloren. — Beitr. Bot. Centralbl., 1. Abt. **48**: 435-450.

KUTSCHERA L. (1982): Wurzeltypen der Monocotyledonen (*Liliopsida*). Entwurf eines Bestimmungsschlüssels für Arten Mitteleuropas nach anatomischen Merkmalen. — Stapfia **10**: 53-70.

KUTSCHERA L. & E. LICHTENEGGER (1982): Wurzelatlas mitteleuropäischer Grünlandpflanzen. — Band **I**, *Monocotyledoneae*. - Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 516 p.

LEHRACH E. M. (1981): Phenolische Inhaltsstoffe in der Gattung *Scilla* s. l. — Diplomarbeit, Univ. Wien, 78 pp.

LICHTENEGGER E. & L. KUTSCHERA (1993): Standorte und Wuchsformen kennzeichnender Arten des Mittelmeerraumes auf Malta [Festschrift Zoller]. - Dissertationes Botanicae **196**: 135-153.

PÜTZ N. (1989): Funktion und Leistungsvermögen kontraktiler Monokotylenwurzeln. — Diss. Techn. Hochschule Aachen, 134 pp., 9 Tafeln.

PÜTZ N. (1991): Die Zugbewegungstypen bei den Monokotylen. — Bot. Jahrb. Syst. **112**: 347-364.

REYNEKE W. F. & H. P. van der SCHIJFF (1974): The anatomy of contractile roots in *Eucomis* L'HÉRIT. — Ann. Bot. **38**: 977-982.

RIMBACH A. (1896): Über die Tieflage unterirdisch ausdauernder Pflanzen. — Ber. Deutsch. Bot. Ges. **14**: 164-168.

RIMBACH A. (1897): Die kontraktilen Wurzeln und ihre Thätig-

keit. — Beitr. Wiss. Bot. **2**: 1-28, t. I-II.

RIMBACH A. (1899): Beiträge zur Physiologie der Wurzeln. — Ber. Deutsch. Bot. Ges. **17**: 18-35, t. II.

RIMBACH A. (1926): Die Größe der Wurzelverkürzung. — Ber. Deutsch. Bot. Ges. **44**: 328-334.

RIMBACH A. (1927): Die Geschwindigkeit und Dauer der Wurzelverkürzung. — Ber. Deutsch. Bot. Ges. **45**: 127-130.

SCANNERINI S. & P. DONEANTE-FASOLO (1977): Unusual plastids in an endomycorrhizal root. — Can. J. Bot. **55**: 2471-2479.

SCHRÖDER D. (1952): Unterscheidungsmerkmale der Wurzeln einiger Moor- und Grünlandpflanzen nebst einem Schlüssel zu ihrer Bestimmung und einem Anhang für die Bestimmung einiger Rhizome. — Arb. Moor-Vers. Stn. Bremen: Schünemann, 112p.

SCHUCH J. (1877): *Muscari comosum* MILL. mit spindelförmigen Wurzeln. — Österr. Bot. Z. **27**: 238.

SCHWARZ F. (1883): Die Wurzelhaare der Pflanzen. Ein Beitrag zur Biologie und Physiologie dieser Organe. — Untersuchungen Bot. Inst. Tübingen **1**: 135-188, t. I.

SPETA F. (1972): Entwicklungsgeschichte und Karyologie von Elaiosomen an Samen und Früchten. — Naturk. Jahrb. Stadt Linz **18**: 9-65, 10 tt.

SPETA F. (1980): Karyosystematik, Kultur und Verwendung der Meerzwiebel (*Urginea* STEINH., *Liliaceae* s. l.). — Linzer Biol. Beitr. **12**: 193-238.

SPETA F. (1992): *Ornithogalum improbum* (*Hyacinthaceae*), eine neue Art vom Bozdag bei Izmir (Türkei). — Willdenowia **22**: 119-124.

TSCHERMAK-WOESS E. & F. DOLEŽAL (1953): Durch Seitenwurzelbildung induzierte und spontane Mitosen in den Dauergeweben der Wurzel. — Österr. Bot. Z. **100**: 358-402.

VRIES H. de (1880): Ueber die Kontraktion der Wurzeln. — Landwirtsch. Jahrb. **9**: 37-80.

WAGNER P. (1977): Vessel types of the monocotyledons: survey. — Bot Not. **130**: 383-402.

WARMING, E. (1877-79): Smaa biologiske og morfologiske bidrag. — Bot. Tidsskr.. 3. Reihe, **2**: 52-130.

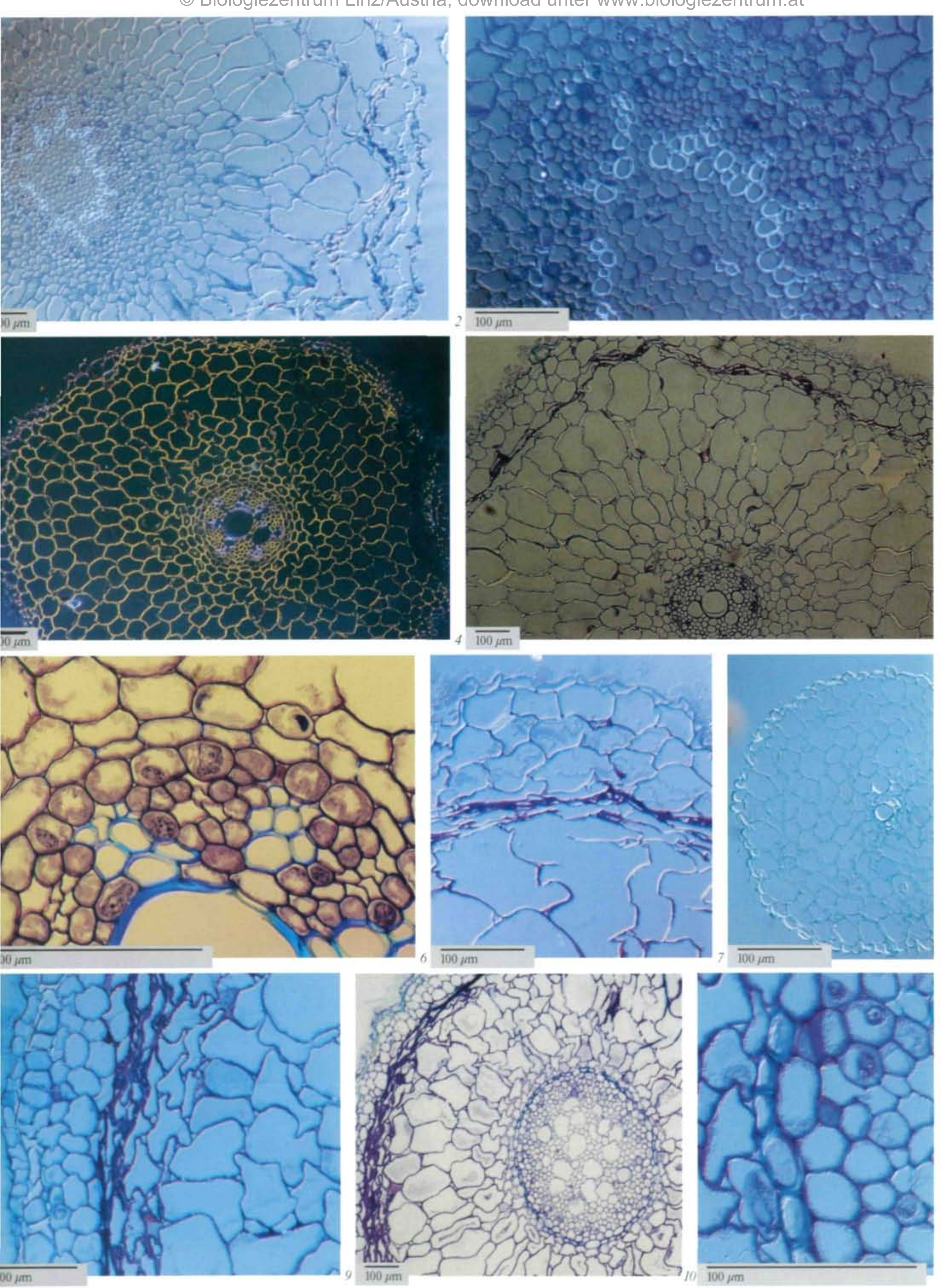
WILSON K. & J. N. HONEY (1966): Root concentration in *Hyacinthus orientalis*. — Annals Bot. (n. s.) **30**: 47-61.

Anschrift der Autoren:

Dr. Monika SOBOTIK
Bundesanstalt für alpenländische Landwirtschaft
Gumpenstein
A-8952 Irdning
AUSTRIA

Univ. Doz. Dr. Franz SPETA
Biologiezentrum des OÖ. Landesmuseums
J.W. Kleinstraße 73
A-4040 Linz
AUSTRIA

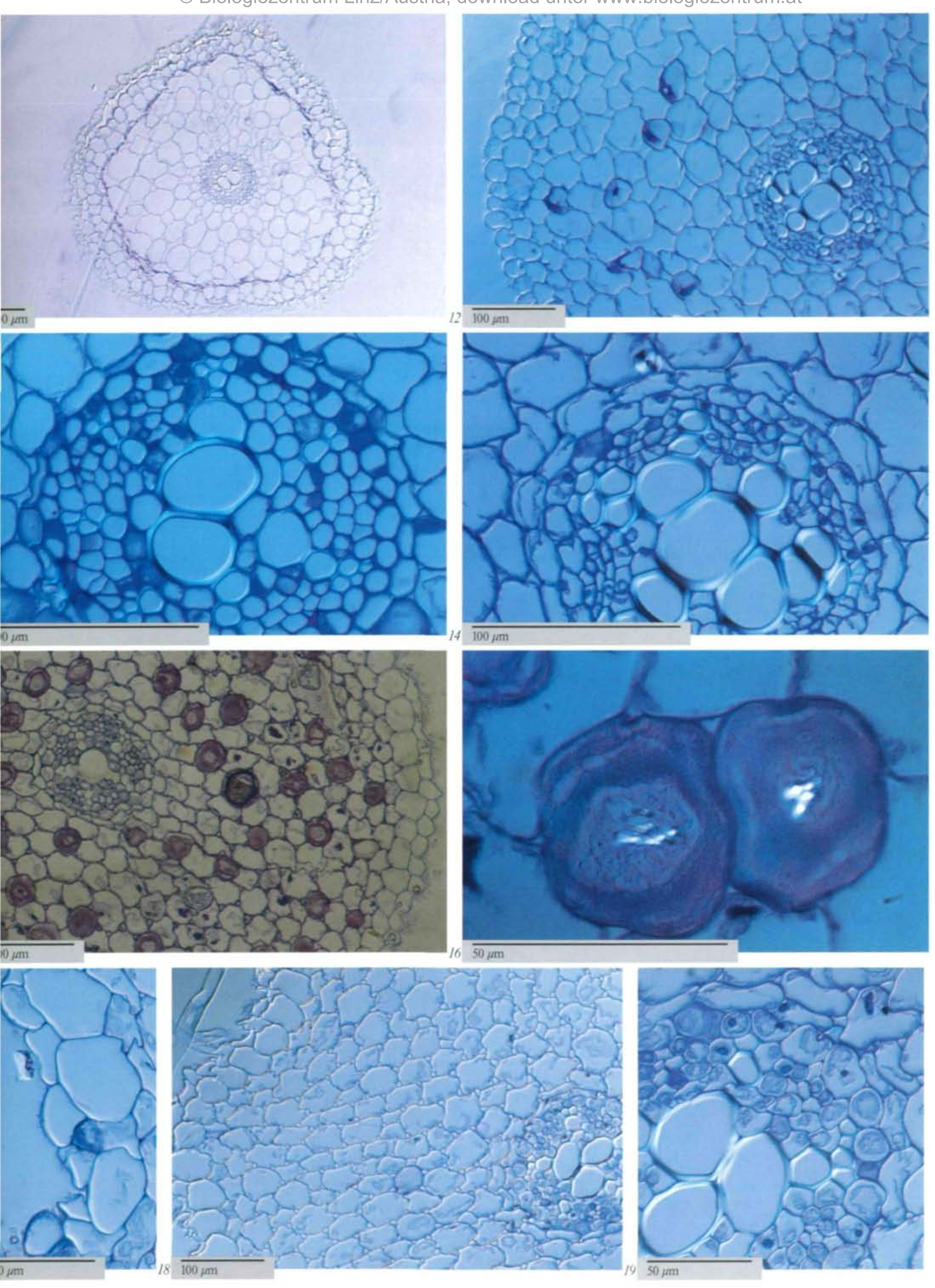
Abb.	
1, 2	*Oziroë* sp.
1	Sproßwurzel nahe Basis, quer
2	Zentralzylinder aus 1
3–6	*Galtonia candicans*
3, 4	Sproßwurzel nahe Basis, quer
5	Zentralzylinder aus 3
6	Rhizodermis, Exodermis und Außenrindenparenchy aus 4
7	*Ornithogalum umbellatum*, Sproßwurzel nahe Basis quer
8–10	*Zahariadia saundersiae*
8	Rhizodermis, Exodermis und Außengewebe aus 9
9	Sproßwurzel nahe Basis, quer
10	Endodermis, Perizykel, Xylem und Phloem aus 9
1–6, 8–10	HistoResin-Einbettung
7	Paraplast-Einbettung



00 µm
2
100 µm
00 µm
4
100 µm
00 µm
6
100 µm
7
100 µm
00 µm
9
100 µm
10
100 µm

Abb.

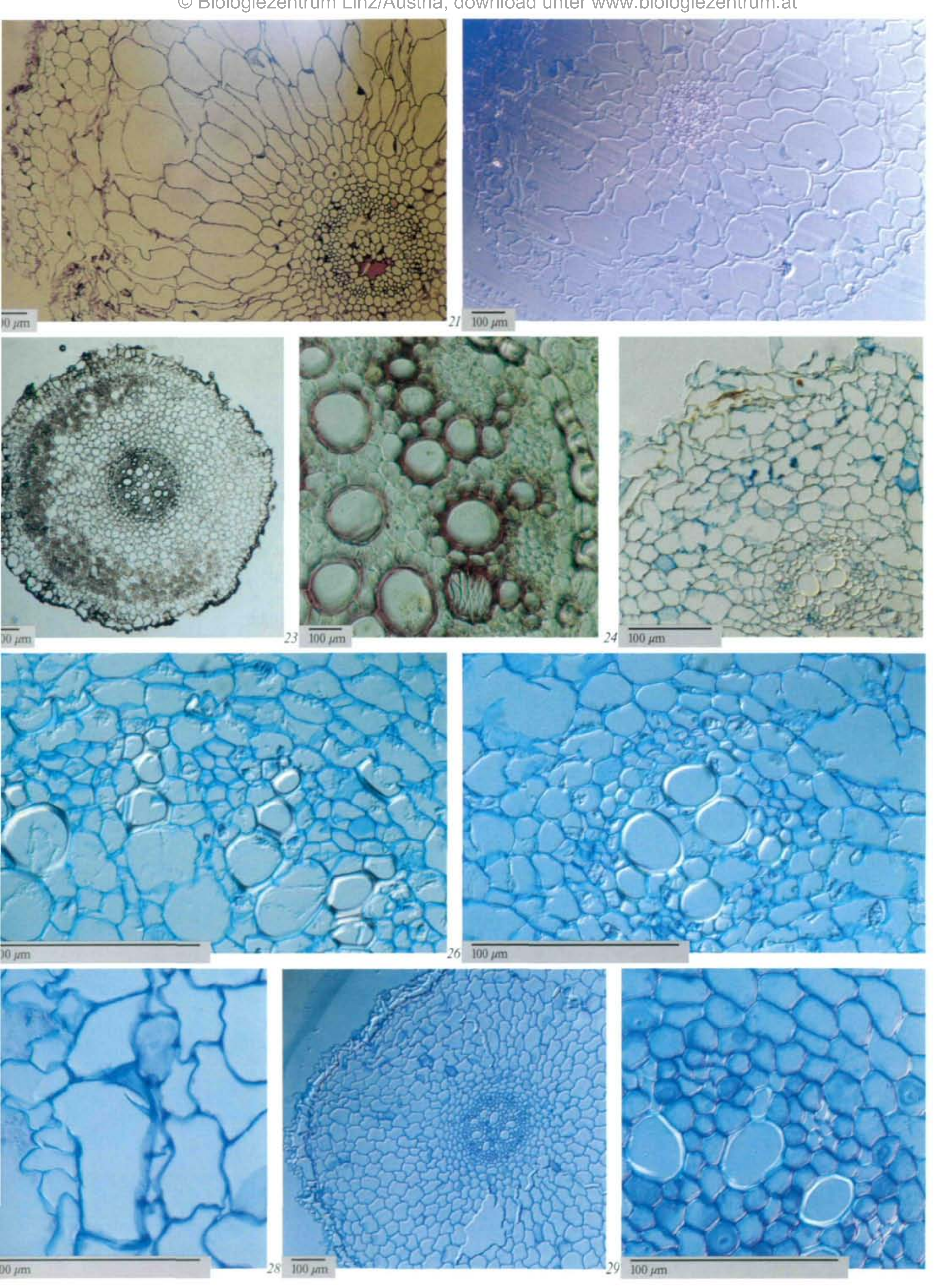
11, 13	*Eliokarmos thyrsoides*
11	Sproßwurzel nahe Basis
13	Zentralzylinder aus 11
12, 14	*Scilla vindobonensis*
12	Sproßwurzel nahe Basis, quer
14	Zentralzylinder aus 12
15, 16	*Bellevalia hyacinthoides*
15	Sproßwurzel nahe Basis, quer
16	Schleimzellen aus Schnitt ähnlich 15
17–19	*Hyacinthoides aristidis*
17	Rhizodermis und Exodermis aus 18
18	Sproßwurzel nahe Basis, quer
19	Zentralzylinder aus 18
11–19	HistoResin-Einbettung



0 µm
12
100 µm
0 µm
14
100 µm
0 µm
16
50 µm
0 µm
18
100 µm
19
50 µm

Abb.

20, 21 *Hyacinthoides hispanica*, Sproßwurzeln nahe Basis, que
22–26 *Oncostema villosa*
22 Sproßwurzel nahe Basis, quer
23 Zentralzylinder aus 22
24 Sproßwurzel nahe Spitze, quer
25 Basisnaher Teil einer kürzeren Sproßwurzel als 22, quer
26 Zentralzylinder aus 24
27–29 *Eucomis autumnalis*
27 Rhizodermis und Exodermis aus 28
28 Sproßwurzel nahe Basis, quer
29 Zentralzylinder aus 28
20, 21, 27–29 HistoResin-Einbettung
24–26 Paraplast-Einbettung
23, 24 Handschnitte


00 μm
21
100 μm
00 μm
23
100 μm
24
100 μm
00 μm
26
100 μm
00 μm
28
100 μm
29
100 μm